Rev. Écol. Biol. Sol, 1982, **19** (2) : 225-236.

Sukzession und Diversität der Collembolenfauna eines rekultivierten Ackers. I.

FÜR

W. HERMOSILLA

Institut für Landwirschaftliche Zoologie und Bienenkunde. Universität Bonn. Melbweg 42. D-5300 Bonn 1

EINLEITUNG

Die auf der Informationstheorie basierenden Diversitätsindizes sind zwar in neuerer Zeit in ihrer Anwendbarkeit umstritten (GOODMAN, 1975 ; MAY, 1976) sie liefern jedoch eine gültige Grundlage zur Untersuchung einer ökologischen Sukzession, da sie den Entwicklungsgrad der Biozönose zu messen erlauben.

MARGALEF (1957, 1967, 1968, 1969) stellte eine Theorie über die Bedeutung der spezifischen Diversität in ökologischen Sukzessionen auf. Andere Autoren verbinden die Diversität mit dem « Sukzessionsstatus » eines Ökosystems, da sie im Laufe der Sukzession zunimmt und bei Erreichen der Klimax einen stabilen Wert annimmt (AUCLAIR & GOFF, 1971 ; HARGER & TUSTIN, 1973 a, b ; KRICHER, 1973 ; LOUCKS, 1970 ; MORRINSON & YARRANTON, 1973 ; ODUM, 1969 ; PIELOU, 1966 ; SLATYER, 1977 ; TRAVERS, 1971 ; WHITTAKER, 1953). Viele Autoren haben Diversitätsindizes auf edaphische Studien angewandt, darunter ANDERSON (1975), BETSCH *et al.* (1981), CANCELA DA FONSECA (1966, 1967, 1969 a, b, 1980), DI CASTRI & VITALI-DI CASTRI (1981), HERMOSILLA & RUBIO (1976), HUHTA (1979), HUTSON & LUFF (1978), LEBRUN (1971), LLOYD (1964), LLOYD & GHELARDI (1964), MARCUZZI (1964). PARR (1978) untersuchte eine Sukzession von Collembolen und Milben mit Hilfe von Diversitätsindizes auf Feldern in Irland.

In den ersten Stadien einer Sukzession besteht die Gemeinschaft aus wenigen Arten, von denen stark dominiert. Dabei gibt es wenig echte

Reçu le 14-9-81.

TAB. I

Probendatum, Charakterisierung des Biotopes und Temperaturen an dem Probentag

Nr.	Datum	Z	Bearbeitungstand des Bodens	Temperatur °C			
				— 10 cm	— 5 cm	Ob.	Luft
+ 1	04.10.78	60	Unbearbeitet, Boden sehr naß	8,0	8,5	7,0	6,0
+ 2	17.10.78	73	Unbearbeitet, Boden sehr naß	11,0	11,5	11,0	9,0
+ 3	04.12.78	121	Unbearbeitet, Boden gefroren	0,2	0,4	0,0	— 0,5
+ 4	18.12.78	135	Unbearbeitet, Boden gefroren	— 0,5	— 0,5	— 1,5	— 1,6
+ 5	03.02.79	182	Unbearbeitet, Boden mit Schnee	0,5	0,6	0,8	1,0
+ 6	28.02.79	207	Unbearbeitet, Boden sehr naß	4,0	4,8	5,4	6,2
+ 7	02.04.79	240	Unbearbeitet, Boden naß	8,7	11,0	9,4	9,1
+ 8	13.04.79	251	Unbearbeitet, Boden naß	15,4	12,1	12,5	10,9
+ 9	01.06.79	300	Unbearbeitet, Boden trocken	15,4	16,0	15,3	14,9
10	12.06.79	311	Umbruch und Luzerneeinsaat während der Probennahme, Boden trocken	17,2	17,5	17,0	15,5
11	01.08.79	361	Luzerne 10-15 cm hoch, Boden naß	18,6	18,4	18,4	18,2
12	13.08.79	373	Luzerne 15-20 cm hoch, Boden naß	17,6	18,4	21,4	19,5
13	01.10.79	422	Luzerne 20-30 cm hoch, Boden porös trocken	18,4	23,0	23,5	20,3
14	11.10.79	432	Luzerne 25-30 cm hoch, Boden porös trocken	18,5	19,2	19,8	20,5
15	30.11.79	482	Luzerne 25-35 cm hoch, Boden sehr naß	2,4	3,1	2,0	2,5
16	12.12.79	494	Luzerne 25-35 cm hoch, Boden sehr naß	2,8	2,9	1,7	1,3
B	04.10.78	—	Boden porös, trocken	12,1	13,2	13,1	12,3

Z = Zahl der Tage, die vom Moment der Rekultivierung an verstrichen sind.
Ob. = Oberfläche.
\+ = Der Boden befindet sich in einem Prozess des Trockenlegens.
— 10 cm = Tiefe.
— 5 cm = Tiefe.

Information, dagegen eine starke Redundanz ; zudem ist der « Filter » gegenüber den Störungen von außen sehr schwach, so daß die Zusammensetzung der Gemeinschaften stärker schwankt und allgemein die biozönotische Stabilität gering ist (HERMOSILLA, 1978). Nach CONNELL & SLATYER (1977) ist in den Pionierstadien die Umwelt nur für die Ansiedlung weniger Arten geeignet.

Es sollte anhand einer Collembolengemeinschaft eine sekundäre ökologische Sukzession in ihrem Pionierstadium untersucht werden. Dabei handelt es sich um ein gerade zur Rekultivierung aufbereitetes Feld, also einen stark anthropogen beeinflußten Biotop.

I. — MATERIAL UND METHODEN

In Berrenrath (Ville, Nordrhein-Westfalen) werden oberflächennahe Braunkohlelager im Großtagebau abgebaut. Der überwiegende Anteil, der zur Kohlegewinnung abgetragenen oberen Bodenschichten, wird nach der Auskohlung wieder ausgebracht, worauf eine sekundäre ökologische Sukzession abläuft. Der ganze Aufbereitungsprozess der Böden und die angewandte Methodologie wird genauer beschrieben in HERMOSILLA (1978, 1980) und SCHOLL (1980).

Am 05.08.78 wurde das Auffüllen des Feldes mit einer Mischung aus 50 % Wasser und 50 % Löß aus Buchholz beendet. Die erste Probe wurde am 04.10.78 entnommen, am gleichen Tage erfolgte auf dem Feld in Bucholz, von dem der Löß stammte, eine Probenahme.

An 16 verschiedenen Tagen (Tab. I) wurden jeweils 48 Proben zu ca. 35 cm^3 aus 2 Schichten (A : 0 bis 4,5 cm und B : 4,5 bis 9 cm Tiefe) entnommen.

Die spezifische Diversität wurde mit dem Index von Shannon (Shannon & Weaver, 1949) berechnet, der auf der Informationstheorie basiert :

$$H = -\sum_{i=1}^{k} p_i \log_2 p_i \text{ (bits)}$$

II. — ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Es wurden 31 Collembolenarten gefunden (Tab. II), von denen 5 Arten nur in Buchholz auftreten und die zu den Ordnungen Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona und Neelipleona gehören. Fast alle Arten sind Kosmopoliten und charakteristisch für intensiv bewirtschaftete Felder (ALEJNIKOVA *et al.*, 1975 ; BAUCHHENS & WEIGAND, 1974 ; BODE, 1973 ; DUNGER, 1968, 1978 ; GUTTMAN, 1979 ; HERMOSILLA, 1976, 1978, 1980 ; HUHTA, IKONEN & VILKAMA, 1977, 1979 ; SCHLEUTER, 1981 ; SCHOLL, 1980 ; ULBER, 1978).

Die Pionierart ist *Isotomurus palustris.* Diese Art tritt von der ersten Probennahme an auf und dominiert stark in der ganzen Sukzession ; hierzu gehören 59 % aller Collembolen. In der A-Schicht ist sie sogar noch dominierender und erreicht hier als hauptsächlich epigäische Art 65 %, was ihrem epigäischen Charakter entspricht. In der B-Schicht beträgt ihr Anteil 40 % ; dort findet man davon fast nur Jugendstadien. 74 % der Collembolen wurden in der A-Schicht gefunden. Die ganze untersuchte Zeitspanne liegt innerhalb

TAB. II

Liste des gefundenen Arten

Nr.	Artenliste	E.T. A	E.T. B
+ 1	Isotomurus palustris	60	240
+ 2	Lepidocyrtus curvicollis	121	361
3	Seira domestica	207	300
4	Hypogastrura assimilis	240	135
+ 5	Isotoma viridis	300	251
6	Entomobrya nicoleti	300	—
7	Disparrhopalites patrizii	300	300
+ 8	Sminthurinus igniceps	—	300
9	Willowsia platani	—	300
+ 10	Entomobrya sp.	300	300
11	Xenylla humicola	—	300
12	Entomobrya multifasciata	311	311
13	Willowsia buski	311	311
+ 14	Lepidocyrtus lanuginosus	361	373
15	Isotoma anglicana	361	—
16	Proisotoma minuta	373	373
+ 17	Isotoma notabilis	432	432
18	Pseudosinella petterseni	—	482
19	Folsomia bisetosa	482	—
20	Cryptopygus caecus	482	482
21	Folsomia candida	—	494
22	Folsomia sp.	494	494
+ 23	Folsomia fimetaria	494	494
24	Isotomina thermophyla	—	494
+ 25	Onychiurus armatus x	494	494
+ 26	Mesaphorura krausbaueri	494	494
+ 27	Tullbergia denisi	Buchholz	—
+ 28	Folsomia spinosa x	Buchholz	Buchholz
+ 29	Megalothorax minimus	Buchholz	—
+ 30	Megalothorax incertus	Buchholz	—
+ 31	Sphaeridia pumilis	Buchholz	Buchholz

\+ = Präsent in Buchholz.
X = Parr (1978) stellt fest, dass diese Arten « späte » (« late ») Arten der Sukzession sind.
E.T. = Erster Tag an dem die Art aufgefunden wurde.
A B = Schicht A und B.

einer Phase, die als Pionierstadium oder « frühe Sukzession » (« early succession », CONNELL & SLATYER, 1977) charakterisiert werden kann, da sie wegen ihrer Herkunft und durch den anthropogenen Einfluß ihre natürliche Entwicklung nicht fortzusetzen vermag und historisch gesehen eine viel längere Zeit braucht, um die Evolution zu komplexeren, stabileren Stadien mit höherer Variabilität zu durchlaufen.

In der A-Schicht (Fig. 1) liegt während der ersten 6 Probennahmen — vom 60. bis 207. Tag — und in der B-Schicht bis zum 251. Tag keine Information vor. Diese, an der Collembolengesellschaft beobachtete Erscheinung, deckt sich genau mit dem Pionierstadium der Sukzession, in dem nur wenige Pflanzen- und Tierarten zur Ansiedlung und Einleitung der Sukzession befähigt sind (CONNELL & SLATYER, 1977 ; SLATYER, 1977).

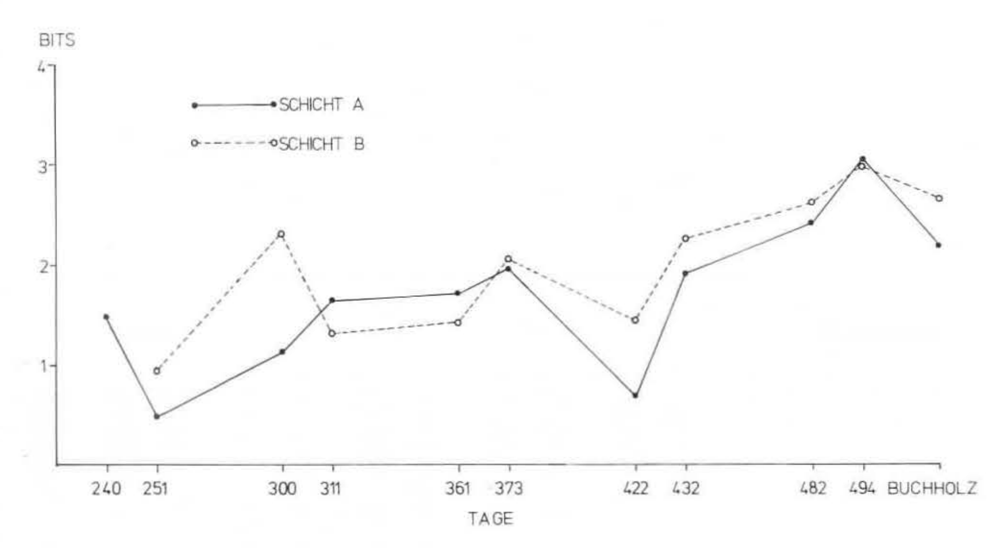


FIG. 1. — Diversität der beiden Schichten an den verschiedenen Probentagen.

Fig. 1 zeigt, dass in der A-Schicht der Informationsgehalt niedrig ist, vor allem wegen der Überdominanz von *I. palustris* ; die Kurve fällt deswegen zweimal ab ; einmal nach 251 Tagen, als von 9 Exemplaren 8 zu dieser Art gehören, und nach 422 Tagen, als unter 472 Collembolen 422 Exemplare von *I. palustris* vorkommen.

Die Aussaat von Luzerne zwischen dem 11. und 13. Juni (311. Tag) verringert die Diversität in dieser Schicht nicht. Von Bedeutung ist das Ansteigen des Informationsgehalts mit dem zeitlichen*Verschlechterung der Klimafaktoren — wie dem Temperaturrückgang am 432. und 482. Tag (Tab. I) — erhöht sich die Diversität weiter ; dabei wirkt die Luzerne als « Filter » zur Verringerung des « Umweltrauschens ». In dieser Etappe übersteigt der Informationsgehalt den des Kontrollfedes erst am 482. Tag.

In der B-Schicht liegen die Verhältnisse etwas anders ; die Information beginnt erst am 251. Tag. mit einer sehr niedrigen Entropie, steigt nach 300 Tagen sehr schnell über die 2-Bits-Grenze und nimmt dann infolge der Feldbearbeitung plötzlich um mehr als 1 bits ab. Daraus wird ersichtlich, daß die menschlide Einwirkung vor allen die tiefere Schicht beeinträchtigt. Diese Interferenzen stören ihre normale Funktion jedoch nur vorübergehend, da das Untersystem die Fähigkeit zur « resilience » (Elastizität) hat ; VON



Fortschreiten der Sukzession; sogar bei einer beträchtlichen

Holling (1973) wurde diese als die Eigenschaft des Ökosystems beschrieben, die Wirkung bedeutender Störungen aufzufangen. In den späteren Stadien der Sukzession nimmt die Stabilität wieder zu und erreicht nach 494 Tagen fast 3 Bits. Im allgemeinen haben die Minima der Kurve der B-Schicht die gleichen Ursachen wie in der A-Schicht, d.h. Überdominanz von *I. palustris* vor allem am 422. Tag. In dieser Zeit gehören von 120 Collembolen 86 zu *I. palustris*.

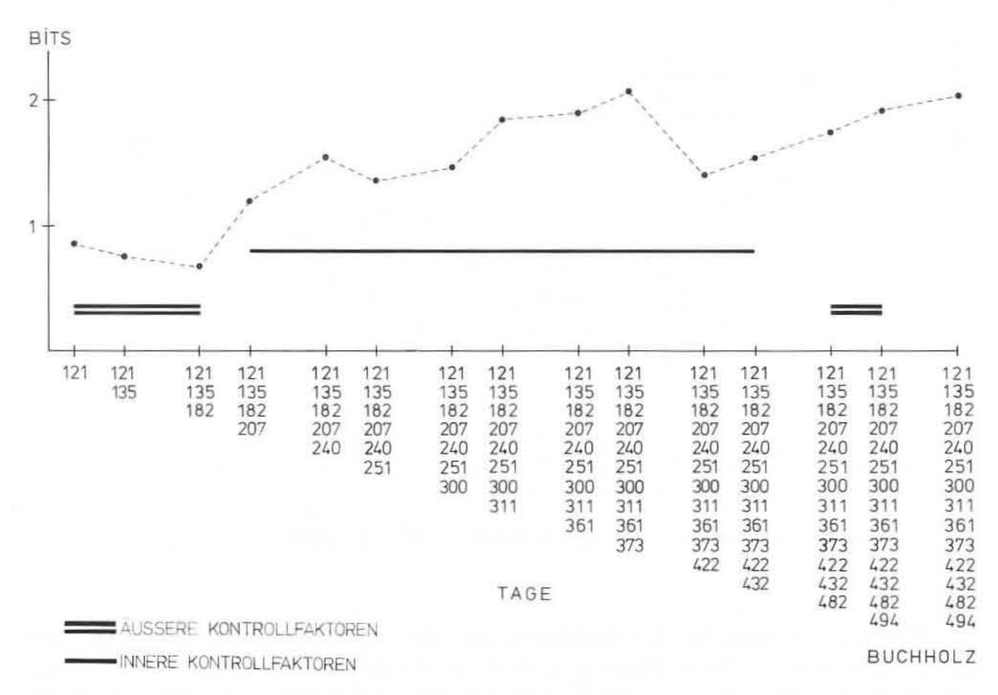


Fig. 2. — Kumulative Diversität in der Schicht A ab dem 121 Tag einschließlich Buchholz.

In den Pionierstadien besteht die Gemeinschaft aus wenigen Arten, von denen eine dominiert. Es ist eine geringe tatsächliche Information und eine starke Redundanz vorhanden ; die Kontrolle wird vor allem von den externen abiotischen Faktoren ausgeübt, während mit fortschreitender Sukzession die internen Faktoren die Kontrolle übernehmen. Trotz des niedrigen Informationsgehaltes in den ersten Stadien besitzen diese eine inhärente Tendenz zur Reifung mittels aufeinanderfolgender Veränderungen. Das zeigt sich im allgemeinen, wenn wir die kumulative Diversität messen, wobei die Proben fortschreitend zusammengefaßt werden, als handelte es sich um eine einzige, bis schließlich die Diversität der Probengesamtheit gemessen wird. Bei dieser Methode weist eine Zunahme der Diversität bei der Zusammenfassung auf eine Heterogenität zwischen den Proben hin ; eine stabile oder abnehmende Diversität zeigt die Ähnlichkeit zwischen ihnen auf. In der gleichen Weise werden die Unterschiede zwischen der Diversität der Einzelproben und der

Probengesamtheit den Grad der Redundanz anzeigen, der in diesen Lebensräumen herrscht.

In Übereinstimmung hiermit zeigt Figur 2, daß in der A-Schicht zu zwei Zeitpunkten — von 121. bis 182. und vom 482. bis 494. Tag — äußere Kontrollfaktoren die Struktur der Gemeinschaft bestimmen, so die niedrigen Temperaturen im ersten Fall und der hohe Wassergehalt des Bodens im zweiten. Die restliche Sukzession wird von inneren Kontrollfaktoren reguliert,

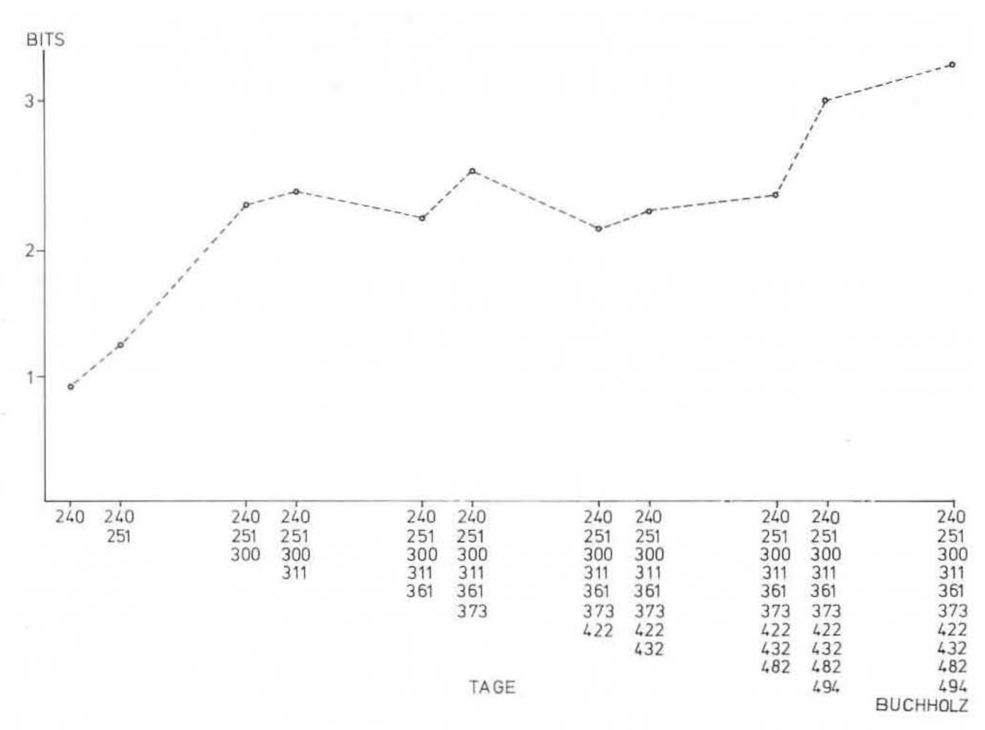


FIG. 3. — Kumulative Diversität in der Schicht B ab dem 240 Tag einschließlich Buchholz.

von denen die Übervölkerung mit *I. palustris* entscheidend ist, wie am 251. und 422. Tag. Normalerweise müßte in jedem Stadium durch das Auftreten neuer Arten, die Zunahme ökologischer Nischen und die größere Heterogenität die Diversität ansteigen ; das wird jedoch von den äußeren und inneren Kontrollfaktoren und durch die menschlich Einwirkung verhindert. Aufgrund der geringen Stabilität der Sukzession in ihren ersten Etappen wird die Kontinuität der Entwicklungsschritte von einem Stadium zum anderen nicht immer deutlich, da jeder dieser Schritte mehrere gemeinsame Komponenten und Interaktionen aufweist ; dazu kommt noch, daß nur mit einem Teil der edaphischen Biozönose gearbeited wird.

In der B-Schicht beginnt die Information erst nach 240 Tagen (Fig. 3) und liegt dann unter 1 Bits ; sie erreicht jedoch sehr bald eine Entropie, die eine

niedrige Redundanz anzeigt und nicht weiter ansteigt, da der Boden durch die Aussaat von Luzerne (311. Tag) gestört wird und die Populationen daher ihre Heterogenität nicht in entscheidender Weise erhöhen können. Später im Verlauf der Sukzession werden alle Verringerungen des Informationsgehaltes durch die Überdominanz von *I. palustris* hervorgerufen, was am 361. und 422. Tag besonders deutlich wird. Vom 432. Tag an nimmt die Diversität vollkommen unabhängig von den äußeren Kontrollfaktoren zu, wie übrigens während der ganzen Sukzession die B-Schicht durch äußere Faktoren wenig beeinflußt wird, da die obere Schicht als « Filter » das « Rauschen » der Umwelt absorbiert. Deswegen spielen nur die innerlichen Faktoren von Kontrolle eine Rolle. In beiden Schichten verursachen das Pflügen, die Düngung und die Aussaat von Luzerne (311. Tag) keine schwerwiegende Störung, da immer noch neue Arten hinzukommen.

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. H. Bick für seine Unterstützung bei der Durchsicht des Textes ; Herrn Dr. G. Keuck für seine wertwolle Hilfe bei der Verfassung des deutschen Textes ; für die Hilfe bei der Klassifizierung der Collembola, Frau Dr. I. Rubio (Arthropleona), Herrn Dr. J. M. Betsch (Symphypleona) und Herrn Dr. Z. Massoud (Neelipleona) ; sowie der Diplombiologin Frau E. Scholl für das Sortieren eines Teiles des Materials (Proben Nr. 7, 9, 11, 13).

Zusammenfassung

Im Braunkohlentagebaugebiet um Berrenrath (Ville, Nordrhein-Westfalen, BRD) wurde an der edaphischen Collembolenfauna eine sekundäre ökologische Sukzession verfolgt. Die wichtigsten Ergebnisse, die durch die Informationstheorie erhalten wurden sind die folgenden : Die *I. palustris* ist die Pionierart und zahlenmäßig überwiegend ; in der A-Schicht beträgt ihr Anteil 65 % und in der B-Schicht 40 %. In der A-Schicht beginnt die Information am 240. Tag, im Allgemeinen steigt die Diversität mit dem zeitlichen Fortschreiten der Sukzession an und wird geringer nur bei Überdominanz von *I. palustris*. Dasselbe geschieht in der B-Schicht, aber die Information beginnt erst am 251. Tag. Die kumulative Diversität wurde für jede Schicht berrechnet. In der A-Schicht wurde festgestellt, daß die Diversität zwischen dem 121. und 182. Tage und zwischen den 482. und 494. Tage hauptsächlich von äußerlichen Faktoren bestimmt wird ; der Rest der Sukzession wird von inneren Faktoren bestimmt, dabei zeigt die Art *I. palustris* starke Überdominanz. In der B-Schicht wirkt die obere Schicht als « Filter » des « Rauschens » der Umwelt, deswegen spielen die inneren en Faktoren der Kontrolle eine wichtige Rolle.

Résumé

Succession et diversité de la faune Collembologique dans un terrain recultivé

Dans une exploitation de couches carbonifères superficielles, située à Berrenrath (Ville, dans l'État de Rhénanie-Westphalie, RFA), une succession écologique secondaire de la faune collembologique a été étudiée pendant 494 jours. Les résultats les plus significatifs obtenus à l'aide de la théorie de l'information, sont les suivants :

L'espèce pionnère et très fortement dominante est *I. palustris* ; elle représente 65 % de la couche A et 40 % de la couche B, sur l'ensemble de l'expérience. Dans la couche A, l'information ne commence qu'au 240ᵉ jour. En général, au fur et à mesure qu'avance la succession, la diversité augmente, déclinant seulement quand réapparaît la surdominance d'*I. palustris*. Le même phénomène se produit dans la couche B, mais il n'existe une information qu'à partir du 251ᵉ jour. La diversité cumulative pour chaque couche a été calculée. Dans la couche A, on a observé qu'entre 121 et 182 jours d'une part, et 482 et 494 jours d'autre part, les facteurs extrinsèques régulent principalement la diversité ; le reste de la succession est régulé par les facteurs intrinsèques parmi lesquels la surpopulation d'*I. palustris* est fortement marquée. Dans l'information de la couche B, la couche supérieure joue le rôle de « filtre » des « bruits » ambiants, et de ce fait, les facteurs intrinsèques de contrôle jouent un rôle important.

Summary

Succession and diversity of the collembologic fauna in a recultivated field

A secondary ecologic succession was investigated during 494 days through the edaphic collembologic fauna, in a farm of superficial carboniferous strata, located in Berrenrath, Ville, State of Renania-Westfalia (German Federal Republic).

The following interesting results are obtained through information theory: The pioneer and strongly dominant species is *Isotumurus palustris*, that reaches 65 % in layer A and 40 % in layer B. Information in layer A begins at the 240th day, and in general, diversity increases as the succession progreses, decreasing only when *Isotomurus palustris* becomes superabundant. The samething happens in layer B but information begins at the 251th day. The cumulated diversity was computed for each layer. It was observed that diversity in layer A was controlled mainly by extrinsical factors within the periods going from the 121th to the 182th day and from the 482th to the 494th dat. Otherwise the succession was controlled by intrinsical factors, the overpopulation of *Isotomurus palustris* being strongly dominant. Layer A acts like a « filter » of environmental « noise » with respect to layer B, only intrinsical factors play an important role in the control process of the latter layer.

Literatur

Alejnikova (M. M.), Artem'jeva (T. I), Borisovic (T. M.), Gatilova (F. G.), Samosova (S. M.), Utrobina (N. M.) & Sitova (L. I.), 1975. — Sukzession des Mikroben- und Kleintierbesatzes und ihre Zusammenhänge mit biochemischen Vergängen während der Mistrotte im Boden. *Pedobiologia.*, **15**: 81-97.

Anderson (J. M.), 1975. — Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.*, **44**: 475-495.

Auclair (A. N. A.) & Goff (F. G.), 1971. — Diversity relations of upland forest in the western Greet Lakes area. *Am. Natur.*, **105**: 499-528.

Bauchhens (J.) & Weigand (G.), 1974. — Untersuchungen zur Collembolenfauna auf zwei Zuckerrübenschlägen in Bayern. *Nachrbl. dt. Pflanzenschutzdienst Braunschweig.* **26**: 150-153.

BETSCH (J. M.), BETSCH-PINOT (M. C.) & MIKHALEVITCH (Y.), 1981. — Évolution des peuplements de microarthropodes du sol en fonction des traitements subis par une forêt dense humide en Guyane française. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, **2**: 245-263.

BODE (E.), 1973. — Beiträge zu den Erscheinungen einer Sukzession der terricolen Zoozönose auf Rekultivierungsflächen. Diss. Braunschweig.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1966. — L'Outil Statistique en Biologie du Sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **3**: 381-407.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1966 (1967). — Théorie de l'information et diversité spécifique. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris,* **38**: 961-968.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1969 a. — L'Outil Statistique en Biologie du Sol. V. Indices de diversité spécifique. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **6**: 1-30.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1969 b. — L'Outil Statistique en Biologie du Sol. VI. Théorie de l'information et diversité spécifique. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **6**: 535-555.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1980. — Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, **1**: 293-305.

CONNELL (J. H.) & SLATYER (R. O.), 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, **111**: 1119-1144.

DI CASTRI (F.) & VITALI-DI CASTRI (V.), 1981. — Soil Fauna of Mediterranean Climate Regions. In: Mediterranean-Type Shrublands (Eds. F. di Castri, D. W. Goodall & R. L. Spech). *Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam:* 445-478.

DUNGER (W.), 1968. — Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolenfauna gestörter Böden. *Pedobiologia,* **8**: 16-22.

DUNGER (W.), 1978. — Parameter der Bodenfauna in einer Catena von Rasen-Ökosystemen. *Pedobiologia,* **18**: 310-340.

GOODMAN (D.), 1975. — The theory of diversity. Stability relationship in ecology. *Quart. Rev. Biol.*, **50**: 237-266.

GUTTMANN (R.), 1979. — Untersuchungen zur Entwicklung der Bodenfauna rekultivierten Schutthalden eines Stahlwerkes. Diss. Brauschweig.

HARGER (J. R.) & TUSTIN (K.), 1973 a. — Succession and stability in Biological Communities. Part I. Diversity. *Inter. J. Environ. Stud.*, **5**: 117-130.

HARGER (J. R.) & TUSTIN (K.), 1973 b. — Succession and stability in Biological Communities. Part II. Organization. *Intern. J. Environ. Stud.*, **5**: 183-192.

HERMOSILLA (W.), 1976. — Beobachtungen an der Bodenfauna von Rekultivierten Böden im Braunkohleabbaugiet der Ville. *Decheniana* (Bonn), **129**: 73-75.

HERMOSILLA (W.), 1978. — Evolución mesofaunística de una sucesión ecológica secundaria antrópica. *Brenesia,* **14-15**: 267-277.

HERMOSILLA (W.), 1980. — Die Mesofauna verschieden alter Rekultivierungsflächen im Braunkohlentagebaugebiet der Ville. *Decheniana* (Bonn), **133**: 79-83.

HERMOSILLA (W.) & RUBIO (I.), 1976. — Structure des populations de Collemboles Poduromorpha de la colline « El Roble », Cordillère de la Côte, Chili. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **13**: 477-489.

HOLLING (C. S.), 1973. — Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Syst.*, **4**: 1-23.

HUHTA (V.), 1979. — Evaluation of different Similarity Indices as Measures of Succession in Arthropod Communities of the Forest Floor after Clear-Cutting. *Oecologia* (Berl.), **41**: 11-23.

HUHTA (V.), IKONEN (E.) & VILKAMA (A. P.), 1977. — Animal succession in artificial soil made of sewage sludge and crushed bark. *Ecol. Bull. Stockholm*, **25**: 573-577.

HUHTA (V.), IKONEN (E.) & VILKAMA (A. P.), 1979. — Succession of Invertebrate populations in artificial soil made of sewage and crushed bark. *Ann. Zool. Fenn.*, **16**: 223-270.

HUTSON (B. R.) & LUFF (M. L.), 1978. — Invertebrate Colonization and Succession on industrial reclamation sites. *Sci. Proc. Dublin Soc.* A, **6**: 165-174.

KRICHER (J. C.), 1973. — Summer species diversity in relation to secondary succession on the New Jersey piedmont. *Am. Midl. Natur.*, **89**: 121-137.

LEBRUN (Ph.), 1971. — Écologie et Biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. Mémoires N° 165 de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

LLOYD (M.), 1964. — Weighting individuals by reproductive value in calculating species diversity. *Am. Nat.*, **48**: 190-192.

LLOYD (M.) & GHELARDI (R. I.), 1964. — A table for calculating the « equitability » component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, **33**: 217-225.

LOUCK (O. L.), 1970. — Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Am. Zool.*, **10**: 17-25.

MARCUZZI (G.), 1964. — Prime applicazioni della teoria dell'informazioni allo studio dell'ecologia animale nell-ambiente edafico. *Rivista di Biologia*, **57**: 35-53.

MARGALEF (R.), 1957. — La teoría de la información en Ecología. *Mem. Real Acad. Ciencias Artes*, Barcelona, **32**: 373-449.

MARGALEF (R.), 1967. — Ritmos, fluctuaciones y sucesión. In : Ecología Marina. Ed. Fund. La Salle de Ciencias Naturales. *Monografía*, **14**, Caracas : 454-492.

MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press. Chicago.

MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and stability: A practical proposal and a model of interdependence. In: Diversity ans stability in ecological systems (Ed. G. M. Woodwell & H. H. Smith). *Brokhaven Symp. Biol.*, **22**: 25-37.

MAY (R.), 1976. — Pattern in Multi-Species Community. In: Theoretical Ecology. Principles and Applications (Ed. R. May): 142-162.

MORRINSON (R. G.) & YARRANTON (G. A.), 1973. — Diversity, richness and evenness during a primary sand succession at Grand Bend, Ontario. *Can. Jour. Bot.*, **51**: 2401-2411.

ODUM (E. P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262-270.

PARR (T. W.), 1978. — An analysis of soil micro-arthropod succession. *Sci. Rep. Roy. Dublin Soc. Ser.* A, **6**: 185-196.

PIELOU (E. C.), 1966. — Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.*, **10**: 370-383.

SCHLEUTER (M.), 1981. — Die Collembolenfauna des Dauerdüngungsversuches Dikophof (Versuchgut der Universität Bonn). *Decheniana* (Bonn), **134**: 162-171.

SCHOLL (E.), 1980. — Die Collembolensiedlung von Rekultivierungsflächen der Ville. Diplomarbeit. Bonn.

SHANNON (C.) & WEAVER (W.), 1949. — The mathematical Theory of Communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.

SLATYER (R. O.), 1977. — Dynamic changes in terrestrial ecosystems: pattern sof change, techniques for study and applications to management. UNESCO. *MAB Technical Notes*, **4**: 1-30.

TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplankton du Golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.*, **8**: 308-343.

ULBER (B.), 1978. — Zur Frage der Schädlichkeit subterraner Collembolen in Zuckerrübenbeständen. *Z. Pflanzenk. Pflanzens,* **10**: 595-606.

WHITTAKER (R.), 1953. — A consideration of climax theory; the climax as population and pattern. *Ecol. Monogr.*, **23**: 41-78.